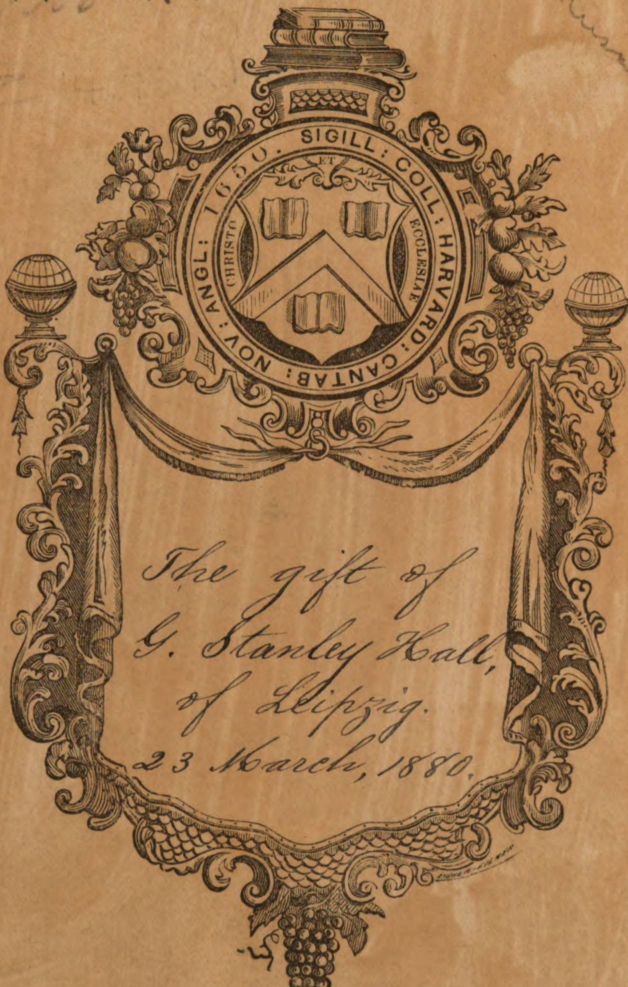


The gift of
G. Stanley Hall,
of Leipzig.
23 March, 1880.

Coreh

DIE WILLKÜRLICHE
MUSKELACTION.

VON

HUGO KRONECKER UND G. STANLEY HALL.

Aus dem physiologischen Institute zu Berlin.

LEIPZIG, 1879.
DRUCK VON METZGER & Wittig.

1880. Mar. 23,
Gift of G. Stanley Hall.

Uncorrigirter Probeabzug.
Vertraulich mitgetheilt von Dr. Stanley Hall.

Die willkürliche Muskelaction.

Von

Hugo Kronecker und **G. Stanley Hall.**

Aus dem physiologischen Institute zu Berlin.

Wie an den populären Begriff des Lebens sich derjenige der Bewegung knüpft, so ist auch von philosophischen Schulen die Bewegung als Urgrund alles organischen Seins betrachtet und zergliedert worden; und zwar steht die willkürliche Bewegung, d. h. die ohne wahrnehmbare äussere Einflüsse entstehende als besonderes Merkmal des thierischen Lebens im Vordergrunde des in neuerer Zeit bearbeiteten Gebietes der Psychologie. Vielleicht darf das psychologische Studium der Bewegung um deswillen der Untersuchung der Sinneswahrnehmung den Rang streitig machen, weil das erstere mit direct messbaren, auf die Aussenwelt übertragenen Effecten rechnen kann. Es dürfte daher ein Versuch, die einfachsten willkürlichen Muskelbewegungen zu analysiren, auch philosophisches Interesse bieten.

Alle willkürlichen Acte werden nicht unmittelbar, sondern durch Vermittelung des Rückenmarks auf die Muskeln übertragen. Auch nach Flechsig's Untersuchungen[1] sind den motorischen Bahnen, auf welchen die Willensimpulse vom Grosshirn zu den Muskeln verlaufen, mindestens in den Vorderhörnern Ganglienzellen eingefügt. Wir können daher unsere Muskeln nicht in so directer Weise innerviren, wie es elektrische Reize, den motorischen Nerven applicirt, vermögen. Wir haben keine Macht, die Frequenz der dem Muskel durch seine motorischen Nerven zugeführten, vom Willen im Rückenmarke ausgelösten Reize wesentlich

[1] *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen,* Leipzig 1876, und *Ueber Systemerkrankungen im Rückenmark.* Leipzig 1878. S. 25 u. a.

zu ändern. Der natürliche Muskelton hat immer ungefähr gleiche H
Ebensowenig sind wir im Stande, den willkürlichen Impulsen auch
annähernd die Intensität maximaler Nerven- oder Muskelreize zu geb
Ein in Bewegung gesetztes System von Ganglienzellen giebt die
pfangene Erregung nicht in unveränderter Form wieder. Beweise d
liefern z. B. die coordinirten Reflexe. — Die Schwingungen, in we
die Gangliencentren vom Willenscentrum her versetzt werden, wi
auch nach der Peripherie in rhythmisch wiederkehrender Folge.

Die Reize, welche den motorischen Nerven treffen, werden,
Helmholtz[2] gezeigt hat, vom zugehörigen Muskel ihrer Folge
genau wiedergegeben, etwa ebenso wie eine Telephonplatte die in
zugehörigen Rolle kreisenden Stromstösse anzeigt, derart, dass im M
keltone Timbreeigenthümlichkeiten der schwingenden Feder eines
Kaninchenischiadicus kräftig reizenden Schlitteninductorium hörbar
den. Es mag dies so zu Stande kommen, dass die im Ganzen und
relativ fixen Knoten schwingende Feder ausser den starken Contac
die mit den Wellenbergen des Grundtons isochron sind, auch
schwächere, Obertönen entsprechende, veranlasst.

Es darf also aus dem sogen. natürlichen Muskeltone, wie er du
willkürliche Erregung, und nach der Beobachtung von E. du B
Reymond[3] durch elektrische Reizung des Kaninchenrückenmarkes
zeugt werden kann, auf die Anzahl der vom Rückenmarke den m
rischen Nerven zugeführten Reize geschlossen werden. Durch Beoba
tungen consonirender Federn von bekannter Schwingungsdauer
Helmholtz (1866) die Frequenz dieser Reize zu 18—20 in der Secu
bestimmt.

Gegenüber den „neuerdings vielfach ausgesprochenen Zweifeln,
die natürliche Contraction wirklich discontinuirlicher Natur sei,“[4]
scheint es wünschenswerth, die Vibrationen des durch Vermittelung
Rückenmarks gereizten Muskels objectiv darzustellen. Dies ist uns
Hülfe einer höchst einfachen Vorrichtung gelungen, der wir die in
gender Figur (S. 3) abgebildete Zeichnung verdanken.

Der einfache, leicht zu improvisirende Versuch wurde in folgen

---

[1] H. Kronecker, Ueber Ermüdung und Erholung quergestreifter Musk
Arbeiten aus der physiol. Anstalt zu Leipzig. 1871. S. 264.

[2] *Monatsbericht der Berliner Akademie* vom 23. Mai 1864. — *Verhandl.*
naturhistor. medicin. Vereins zu Heidelberg. 1866. Bd. IV, S. 88.

[3] Monatsbericht der Berliner Akademie 1859, S. 318. *Gesammelte Abha*
lungen, Bd. II, S. 30.

[4] L. Hermann, Allgemeine Muskelphysik im *Handbuch der Physiolo*
Leipzig 1879. Bd. I, S. 51.

Weise ausgeführt. Dem Kaninchen wurde die Medulla oblongata oberhalb des Athmungscentrums durchtrennt (um unnöthigen Schmerz und willkürliche Bewegung auszuschliessen) sodann wurden unterhalb desselben Nadelelektroden beiderseits dicht neben dem Rückenmarke eingestochen. Quer über den blossgelegten Musculus biceps femoris, welcher nahe der schnell rotirenden Trommel eines Cylinderkymographion von Baltzar'scher Construction fixirt war, wurde der Schreibhebel einer Marey'schen Luftkapsel nahe seinem Drehpunkte leicht gelagert, am besten mit freier Hand gehalten. Eine am Ende des Hebels angebrachte feine Glasfeder schrieb mit verschwindender Reibung auf der berussten Glanzpapierfläche des Cylinders. Nunmehr wurden Wechselinductionsströme von der secundären Spirale eines du Bois-Reymond'schen Schlitteninductorium mit schnell schwingendem Hammer dem Rückenmarke zugeführt. So wurde die unterste der in Figur 1 abgebildeten Wellenlinien gewonnen. Zugleich markirte ein Chronograph $^1/_{100}''$, welche ganzen Wellenlängen der mittleren Linie entsprachen. Die obere Linie wurde gewonnen, als anstatt des Rückenmarks der Nervus Ischiadicus direct gereizt wurde.

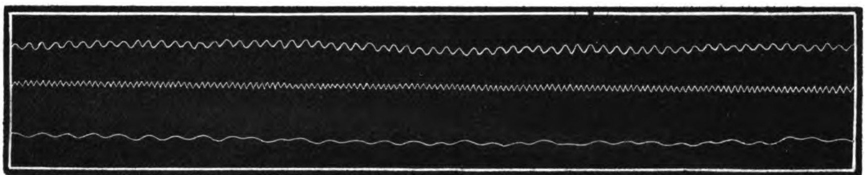


Fig. 1.

Vibrationen des M. biceps femoris vom Kaninchen. Reiz 42 Oeffnungsschläge pro Secunde:
1. dem oberen Ende des vom verlängerten Mark abgelösten Rückenmarkes applicirt (unterste Curve),
2. dem Ischiadicusnerven applicirt (oberste Curve). —
Die mittlere Linie markirt $^1/_{100}$ Secunden.

Diese Curven zeigen, dass ein durch Vermittelung des Rückenmarks tetanisirter Muskel ungefähr 20 nicht sehr gleichmässige Schwingungen pro Secunde ausführt, während vom motorischen Nerven aus recht regelmässige und deutliche Vibrationen, gleicher Frequenz (etwa 43 pro Sec.) wie die wirksamen Reize, gewonnen wurden. Zur Controle haben wir später den schwingenden Hammer selbst auf der rotirenden Trommel zeichnen lassen und mit den Muskelvibrationen übereinstimmende Frequenzen gefunden. Man könnte nun aus dem Umstande, dass die Rückenmarkstetanuscurve ziemlich genau halb so viel Wellen aufweist, als die bei Nervenreiz erhaltene Tetanuscurve, den Verdacht schöpfen: es seien von den Rückenmarkselektroden ausgehende Stromschleifen der wirksamen Oeffnungsinductionsschläge im ersten Falle directe Nervenerreger, während die dem Nerven direct applicirten Elektroden Oeffnungen und Schliessungen zur Geltung kommen lassen. Eine einfache Betrachtung

widerlegt diesen Einwand gegen die Beweiskraft des Experiments. Wenn die Vibrationsfrequenz bei Nervenreizung durch Oeffnungs- und Schliessungsinductionsschläge verursacht wäre, so müsste der den Reiz auslösende Hammer nur 43 halbe Schwingungen ausgeführt haben, denn jedes Anlegen des Hammers an den Contactstift bewirkt eine Schliessungsinduction, jedes Losreissen zum Magneten herab einen Oeffnungsinductionsstrom. Nun vermochte aber der Hammer unseres Apparates nicht mit weniger als 35 ganzen Schwingungen in regelmässiger Bewegung zu bleiben, während die höchste erreichbare Frequenz etwa 55 Vibrationen betrug.[1] Es hätten aber nur 21 bis 22 ganze Schwingungen den angenommenen Effect haben können. Es sind also die Wellen des Rückenmarkstetanus nicht durch Stromschleifen, die zum motorischen Nerven vorgedrungen sind, zu erklären, sondern durch die prästabilirte Reizfrequenz der irgendwie erregten Rückenmarkscentren. Bei unserer peripheren Nervenreizung sind demnach nur die Oeffnungsinductionsströme wirksam gewesen. Dies scheint den meisten Beobachtern des Muskeltons begegnet zu sein, denn fast alle geben den durch directe Reizung gewonnenen Muskelton als gleichhoch mit der klingenden Reizquelle an. Nur Helmholtz erwähnt schon in seiner ersten Mittheilung über diesen Gegenstand (1864 a. a. O.), dass er auf Reiz mittels einer Stimmgabel von 120 Schwingungen im gereizten Muskel „verhältnissmässig stark auch den Ton von 240 Schwingungen, die höhere Octave des Tones der Gabel hörte, welcher durch die gleichzeitig wirkenden 120 Oeffnungsschläge und die etwas schwächeren 120 Schliessungsschläge hervorgerufen zu sein schien.“ In dieser selbigen Mittheilung weist Helmholtz auch die Annahme zurück, „dass etwa der elektrische Strom den gespannten Muskel direct, wie ein engespannten Draht in Erschütterung setzte. „Um auch diese Möglichkeit auszuschliessen, liess ich,“ fährt Helmholtz fort, „endlich den Strom durch den Nervus medianus am Oberarm gehen und schwächte seine Stärke so, dass er direct auf die Muskeln applicirt, diese nicht in Zusammenziehung brachte. Sowie der Strom den Nerven kräftig genug traf, dass starke Contractionen der Vorderarmmuskel entstanden, hörte ich aus diesen den Ton der stromunterbrechenden Feder deutlich heraustönen. Wenn ich dagegen die Elektroden am Oberarm ganz wenig zur Seite schob, dass die Wirkung auf die Vordermuskeln aufhörte, so verschwand auch der Ton .... Diese Versuche scheinen mir erstens jeden Zweifel an der Existenz eines eigenthümlichen, von dem Zustande der

[1] Auch Helmholtz hat in der oben citirten Abhandlung „Ueber den Muskelton“ die Schwingungszahl der Feder gewöhnlicher Inductionsapparate zu 40—60 pro Secunde bestimmt.

Contraction abhängigen Muskelgeräusches und jede Erklärung desselben aus einer Reibung des Muskels an den umliegenden Theilen oder dieser an einander zu beseitigen.“ Nachdem die Untersuchungen von Helmholtz über den Muskelton die früher von du Bois-Reymond[1] gegebenen Beweise für die Unstetigkeit jedes Tetanus bekräftigt hatten, waren aus dem merkwürdigen Umstande, dass von den durch Vermittelung des Rückenmarks tetanisirten Muskeln kein deutlicher secundärer Tetanus zu gewinnen war, Zweifel gegen die principielle Identität der Vorgänge im Muskel bei natürlicher und bei künstlicher Reizung desselben erhoben worden.[2] Brücke[3] hat diese Erscheinung durch die Annahme erklärt, dass bei der natürlichen Erregung die einzelnen Fasern nicht gleichzeitig nach Art von Salven, sondern nach Art eines Peletonfeuers ihre Reizstösse empfangen und Kühne[4] hat jüngst Eigenthümlichkeiten im anatomischen Verhalten der Nervenendfasern im Muskel entdeckt, welche für die Kenntniss der natürlichen Muskelerregung bedeutungsvoll zu werden versprechen. Danach „können in den nirgends fehlenden gleichgerichteten Parallelfasern keine Wellen ohne Phasendifferenz neben einander fortschreiten.“ Wir haben weitere Aufschlüsse von den in Aussicht stehenden eingehenden Arbeiten über diesen Gegenstand aus dem Heidelberger physiologischen Institute zu erwarten.

Für unsern Zweck genügt es, objectiv nachgewiesen zu haben, dass eine von der Frequenz der dem Rückenmarke zugeführten Reize und von der Masse und Art des schwingenden Muskels[5] unabhängige bestimmte Anzahl von Stössen den Muskel in Erschütterungen versetzt. Auch viel häufigere Erschütterungen des künstlich erregten Muskels können unzweifelhaft durch feine Schreibmittel getreu objectiv dargestellt werden. Es hat der Eine von uns schon a. a. O.[6] die durch Ranvier vom weissen Kaninchenmuskel erhaltenen 357 Curvenzacken pro Secunde als gezeichnete Muskeltonvibrationen gedeutet und ausdrücklich hervorgehoben, dass wir „weit entfernt seien“ dem „mit den vorzüglichen Messwerk-

---

[1] *Dieses Archiv* 1875, S. 637 und *Gesammelte Abhandl.* Bd. II, S. 506 u. 507.

[2] Die wesentlichen Angaben hierüber finden sich in der citirten Arbeit „Die Genesis des Tetanus“ S. 20 ff. zusammengestellt.

[3] *Sitzungsber. der Wiener Akademie.* 1877. Bd. 75, Abth. III, S. 28 u. 29.

[4] W. Kühne, Ueber das Verhältniss des Muskels zum Nerven. (Im Auszuge mitgetheilt). *Verhandlungen des naturhistor. medicin. Vereins zu Heidelberg.* N. Bd. II, Heft 4.

[5] Diese schon oben erwähnte Eigenschaft des Muskels, ähnlich wie eine aperiodisch schwingende Telephonplatte, auf alle Anstösse zu reagiren spricht gegen die Vermuthung von Brücke (a. a. O. S. 30), dass der Muskel gewissermaassen einen Eigenton habe.

[6] Die Genesis des Tetanus. A. a. O. S. 18.

zeugen des Herrn Marey ausgerüsteten Forscher" Irrthümer in der Bestimmung der Reizfrequenz zuzumuthen. Es war dies schon um deswillen hier nicht möglich, weil ja die Reizfrequenz nicht aus der Schwingungszahl des Stromunterbrechers, sondern aus der Vibrationsfrequenz des gereizten Muskels, also der Zahl der wirksamen Reize geschlossen worden ist. Wir hatten also nicht, wie Hermann im neuen Handbuche der Physiologie meint, die Ursache für die auffallenden Angaben Ranvier's in gewissen Mängeln seiner Versuche vermuthet. Dass aber die Verdickungswellen nicht als Merkmale unstetiger Verkürzung aufzufassen seien, dafür haben wir noch neue experimentelle Beweise zu den schon in der Genesis des Tetanus gegebenen gefügt.

Weder vom Kaninchen noch auch vom Frosche erhielten wir deutliche Zacken in den Krampfcurven, welche der an die Sehne befestigte Schreibhebel auf den Cylinder schrieb, mochte der Krampf durch willkürliche Antriebe des Thieres, durch reflectorische Reize, durch Strychninvergiftung oder durch elektrische Reizung des Rückenmarks ausgelöst sein. Nur wenn directe Nerven- oder Muskelreize in Intervallen von $^1/_{20}{}''$ oder weniger angewendet wurden, erschien die Tetanuscurve schwach gewellt. Es sind demgemäss 20 untermaximale Reize in der Secunde auch für den Warmblütermuskel gerade hinreichend, einen mässigen continuirlichen Verkürzungskrampf zu bewirken.

Nunmehr erhebt sich die Frage, ob der Wille, wenn er auch keine Macht über das Reizintervall hat, die Anzahl der vom Rückenmarke ausgehenden Reize beliebig, also auch bis zu einem einzigen mindern kann. Auch Brücke wirft (a. a. O. S. 31) die Frage auf: „Giebt es überhaupt willkürliche Bewegungen, welche durch einen einmaligen Impuls ausgelöst werden?" S. 33 kommt er zu dem Schlusse: „Als unzweifelhaft kann man aber wohl annehmen, dass bei Entladungen, wie wir sie willkürlich vom Gehirne aus zu den Muskeln senden können, unter allen Umständen Addition stattfindet." Die Erfahrung, dass man willkürlich ruckweise Bewegungen ausführen kann, welche selbst kürzer dauern als einfache Muskelzuckungen, ist, wie a. a. O. angegeben, durch die unserem Willenscentrum gewohnheitsgemässe Befähigung erklärlich „den Willenstetanus des innervirten Muskels durch schnell darnach eingreifende Wirkung der Antagonisten abzuschneiden."

N. Baxt hat in Gemeinschaft mit dem Einen von uns schon vor mehreren Jahren durch einige Versuchsreihen die Dauer einfachster Willensbewegungen bestimmt und, wie bereits an anderem Orte kurz mitgetheilt worden ist,[1] gefunden: „Dass eine willkürliche möglichst

[1] H. Kronecker und W. Stirling, Die Genesis des Tetanus. *Dieses Archiv.* 1878. S. 23.

einfache Contraction (Anschlag mit einem Finger) ziemlich genau doppelt so lange Zeit, im Mittel, dauert als die gleiche durch einen einzelnen Inductionsschlag ausgelöste Bewegung.“ Um die Contractionsdauer zu bestimmen, drückte der Beobachtete, während eine seiner Hände einen als Stütze dienenden Halter umfassten; mit einem Finger dieser Hand die ohne Mühe biegsame Feder eines in der Elliot'schen Werkstatt trefflich gearbeiteten elektrischen Schlüssels vom oberen (einstellbaren) Contacte ab und auf den unteren fest, um sodann den ruhenden Finger von der Feder zum oberen Contacte zurückheben zu lassen. Der Schlüssel hielt einen Strom geschlossen, welcher nur während der Zeit unterbrochen wurde, wo die Feder vom oberen zum unteren Contacte oder in umgekehrter Richtung bewegt wurde. Ein Baltzar'scher elektromagnetischer Schreibapparat markirte Lösung und Verbindung des Contactes. Demzufolge gab jede Contractionsperiode 4 Zeiten: 1) Beginn des Druckes, 2) Moment der definitiven Hemmung, 3) Beendigung des Druckes, 4) Moment, in welchem die Ruhelage wieder erreicht ist. Es würden also die Zeiten von 1 bis 3 der Dauer der Zusammenziehung, 3 bis 4 der Erschlaffungszeit entsprechen. Baxt hat mit Hülfe dieses bei anderer Gelegenheit näher zu erörternden Verfahrens folgende bisher noch nicht mitgetheilte Werthe für die Dauer einfacher willkürlicher und einfacher künstlicher Contractionen der Finger erhalten:

I. An sich selbst:

A. Auf Willensreize

Von der rechten Hand (Mittel aus 37 Versuchen) für die 5 Finger . . . . 0·326″

Von der linken Hand (Mittel aus 42 Versuchen) . . . 0·302″

Vom Zeigefinger der rechten Hand (Mittel aus 15 Versuchen) . . . . 0·296″.

B. Auf Reizung durch einzelne Inductionsströme:

Vom Zeigefinger der rechten Hand (Mittel aus 29 Versuchen) . . . . 0·166″.

II. An Hrn. Prof. Yeo, der diese Versuche gütigst unterstützte,

A. Auf Willensreize:

Vom Zeigefinger der rechten Hand (Mittel aus 40 Versuchen) . . . . 0·222″.

B. Auf Reizung durch einzelne Inductionsströme:

Vom Zeigefinger der rechten Hand (Mittel aus 20 Versuchen) . . . . 0·122″.

Der Eine von uns (Hall) fand bei Wiederholung dieser Versuche (ohne

vorherige Uebung im einfachen Anschlage) im Mittel aus 37 Messungen vom Zeigefinger der rechten Hand:

A. Auf Willensreize . . . . 0·31″.
B. Auf elektrische Einzelreize . . . . . . 0·21″.

Die Beschränkung, welche der Wille in seiner Macht ertragen muss indem er diesen Endorganen keine einfachen Impulse zukommen lassen kann, wird aber reichlich aufgewogen durch die freie Abstufung in den Muskelbewegungen, welche das An- und Abschwellen der multiplen Reize, das Ein- und Ausschliessen der beliebig wechselnden Widerstände gewährt. Auch erhält sich die Reizbarkeit der Nerven gewiss länger, wenn dieselben durch wiederholte schwache Reize, als wenn sie durch einfache, beträchtlich verstärkte in lebhaftere Thätigkeit versetzt werden.

Gewährt nun aber, wie im Allgemeinen die Wiederholung der Reize vor der Verstärkung derselben, auch eine grössere Reizfrequenz Vorzüge vor einer geringeren? Steht das natürliche Reizintervall, welches sich für alle bisher darauf untersuchten Thiere nicht wesentlich verschieden ergeben hat, ebenso wie es unzweifelhaft von gewissen unbekannten Eigenschaften des nervösen Centralorgans abhängt, so auch mit den Sonderheiten des Muskels im Einklange? Zuvörderst ist es, gemäss den von Einem von uns gefundenen Ermüdungsgesetzen, ein besonderer Vortheil, dass durch die langsamste Reizfolge, welche noch dauernde Zusammenziehung zu bewirken vermag, die Ermüdung, die wesentlich mit der Reizfrequenz wächst, minimal gehalten wird. Sodann wird nach den von Helmholtz gefundenen Gesetzen der Superposition zweier schnell auf einander folgender Zuckungen die mechanische Wirkung am grössten sein, wenn jede Zuckungscurve vom Maximum der ihr vorhergehenden anhebt. Damit also die normale Reizfrequenz maximale Wirkung erzeuge, wäre es nöthig, dass die einfache Zuckung in $^1/_{20}{}''$ bis $^1/_{16}{}''$ ihr Maximum erreicht. Bei vielen Muskeln des Frosches, sowie bei den weissen Kaninchenmuskeln scheint dies unter normalen Verhältnisseu zuzutreffen. Es fehlt uns an Beobachtungsmaterial, die Gültigkeit dieser Angabe auch für menschliche Muskeln zu begründen.

Die Analyse der Willensbewegung erforderte nunmehr, zu untersuchen, ob Zuckungen, die sich im Intervalle von $^1/_{20}{}''$ bis $^1/_{16}{}''$ superponiren, höher sind als diejenigen, welche in früheren oder späteren Stadien sich zu summiren begonnen haben.

Von den Doppelzuckungen.

Die Beantwortung der so einfach formulirten Frage ergab bald so mannichfaltige Verwickelungen, dass dieselben durch viele Versuchsreihen erst zum kleinen Theile haben gelöst werden können.

Es sind, soviel wir bisher bemerkt haben, 4 Factoren, welche die Höhe der summirten Contraction beeinflussen.

I. Die mechanische Wirkung des zweiten Antriebes, welcher, wenn möglich, der vom ersten Impulse geworfenen Last eine neue Beschleunigung ertheilt.

II. Die Ermüdung, welche ceteris paribus eine Höhendifferenz zwischen der ersten und der zweiten Zuckung bedingt: um so mehr, als die Erholungspause sehr klein ist.

III. Die Aenderung der Erregbarkeit, welcher ein Muskel für kurze Zeit nach erhaltenem Reize unterliegt.

IV. Ein Erregungsrest (Contractur), welcher zu den folgenden Contractionen sich addiren kann.

I. Ueber die mechanische Wirkung doppelter Zuckungsantriebe.

Helmholtz[1] hat in einer kurzen fundamentalen Mittheilung das schon oben erwähnte Gesetz aufgestellt, nach welchem zwei schnell aufeinander folgende maximale Zuckungen sich superponiren. Danach erhebt sich die zweite Zuckungscurve so über die erste, wie wenn der Ausgangspunkt die natürliche Länge des ruhenden Muskels markirte. Die Maximalhöhe der summirten Zuckung muss also immer gleich sein der Maximalhöhe einfacher Zuckung, addirt zu der Entfernung des Ausgangspunktes von der Abscisse. Es verstärkt demzufolge der zweite Impuls den ersten gar nicht, wenn dieser zur Zeit, wo der zweite mechanisch wirksam wird, selbst noch keine merkliche Bewegung der Last verursacht hat. Dies ist der Fall, wenn das Intervall zwischen den beiden Reizen kleiner ist als $^1/_{600}$ Secunde. Sind die Reize nicht maximal, so verstärken sich ihre Wirkungen auch bei der kleinsten Zwischenzeit.

Helmholtz hat allem Anscheine nach seine Untersuchung auf das Stadium der steigenden Energie der Muskelzuckung beschränkt; es ist aber auch von Interesse, zu untersuchen, in welcher Art die Zuckungscurve im Stadium der sinkenden Energie durch einen zweiten Zuckungsantrieb verändert wird. Da der natürliche Muskelton des Frosches 16—20 Schwingungen entspricht, das Stadium der steigenden Energie etwa $^1/_{20}$ Secunde dauert, so kann es sich ja leicht ereignen, dass der

[1] *Monatsber. der Berliner Akademie der Wissenschaften.* 1854. S. 328.

zweite superponirte Reiz, welchen das Rückenmark aussendet, erst manifest wird, wenn die Energie des contrahirten Muskels schon zu sinken begonnen hat. Aber auch abgesehen von diesem speciellen Interesse für das Verständniss der willkürlichen Tetani, ist die Untersuchung der Summationsverhältnisse im absteigenden Curventheile um deswillen von allgemeiner Wichtigkeit, weil hierdurch ein Mittel gegeben ist, die Dauer des activen Theiles der Zuckung zu bestimmen. Zu diesem Zwecke war eine Versuchsreihe über Doppelzuckungen von v. Raum ausgeführt worden, welche in dessen Dissertation niedergelegt ist. Die Versuche waren aber nicht mannichfach genug, um vollkommen eindeutige Resultate zu bieten. Es ergab sich, wie zu erwarten, dass die Summation im aufsteigenden Theile vollkommener war, als die von gleich hohem Punkte im absteigenden Curventheil ausgehende. Auch bei Anwendung von „Federwiderständen anstatt der Gewichte zeigte sich, dass die Entwickelung der verdoppelten Kraft um so vollkommener ist, je weniger die Energie zwischen den beiden Impulsen sinken konnte". Die Lösung der oben formulirten Frage stand also noch aus.

Nachdem wir nunmehr durch eine grössere Anzahl von Versuchen über die Ursachen der Inconstanz der Summationswerthe manchen Aufschluss erhalten haben, können einige Normen für das Verhältniss von Reizintervall und Summationshöhe aufgestellt werden.

Für den grössten Theil unserer Experimente diente der triceps femoris des Frosches, vom Plexus Ischiadicus aus gereizt, als Versuchsobject. Der Muskel zeichnete seine Zuckung vierfach vergrössert auf der am Schreibhebel vorbeigeschossenen Platte des du Bois-Reymond'schen Feder-Myographions[1] auf. Das Myographion ist, seitdem es von seinem Erfinder beschrieben worden, durch eine zeitmarkirende Stimmgabel, durch einen zweiten beliebig verstellbaren Reizungscontact und auch von uns durch eine elektro-magnetische Auslösungsvorrichtung vervollständigt worden. Endlich haben wir auch eine Quecksilberdoppelrinne angebracht. Diese setzte uns in den Stand, mit einem Schlittenapparate bei den Contacten, welche durch die geschossene Platte geöffnet werden, die Doppelreize in kurzen Intervallen dem Nerven zuzuleiten. Die Photographien der auf berusster Platte fixirten Zeichnungen waren Vorbilder für die hier wiedergegebenen Zeichnungen. Die folgende Figur 2 diene als Muster für die Darstellung der Summationscurve.

Das Curvensystem ist von einem frischen Präparate gezeichnet worden, die Reize (Oeffnungsinductionsschläge) waren maximale, d. h.

---

[1] E. du Bois-Reymond, Gesammelte Abhandlungen, Bd. I, S. 261, aus Poggendorff's *Annalen der Physik u. Chemie.* 1873. Jubelband. S. 591.

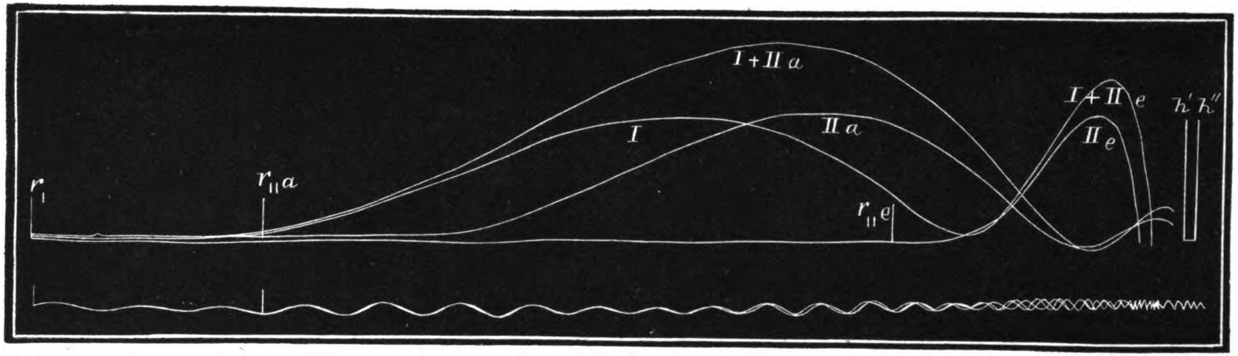


Fig. 2.

Maximale Zuckungscurven des mit 30 Gramm belasteten Triceps femoris vom Frosche in kleinen und grossen Intervallen summirt.

$r_{\prime}$ bezeichnet den Reizmoment für Curve I.

$r_{\prime\prime}\,a$ „ „ „ „ „ II*a*.

$r_{\prime\prime}\,e$ „ „ „ „ „ II*e*.

I + II*a* bezeichnet die aus 2 Reizen im Intervall von fast 3 Wellenlängen resultirte Zuckungscurve, deren compensirende Curven I und II*a* gesondert geschrieben wurden.

I + II*e* bezeichnet die im Intervall von 13 Wellenlängen summirte Zuckungscurve I und II*e*.

h' und *h''* bezeichnen die Höhen der vor dem Versuche vom 1. und vom 2. Contacte ausgelösten Maximalzuckungen des Muskels. Eine ganze Wellenlänge der untersten Linie entspricht $^{1}/_{142}$ Sec.

man konnte durch Verstärkung der Einzelreize keine höheren Zuckungen vom Muskel erhalten.

Die resultirenden Summationscurven sind höher als sie dem Helmholtz'schen Gesetze zufolge sein dürften. (S. 9).

Nach der oben wiedergegebenen Regel für die Zusammensetzung von schnell folgenden Zuckungen müsste die maximale Höhe der summirten Zuckungscurve I + IIa gleich sein der Summe aus der Maximalhöhe der einfachen Curve . . . . = $16 \cdot 5^{mm}$
und der Entfernung des (Ausgangs-) Punktes für Curve IIa von der Abscisse (d. h. wo IIa von I sich abzuheben beginnt) . . . . = 7.0^{mm}
die geforderte Summe würde sein . . . . = $23 \cdot 5^{mm}$.

Die Maximalhöhe der Summationscurve I + IIa ist aber in Wirklichkeit . . . . = $26 \cdot 0^{mm}$.

Ebenso sollte die Maximalhöhe der Summationscurve I + IIe, gesetzmässig summirt, aus dem Werthe der Maximalhöhe der einfachen Curve gleich sein . . . . = $16 \cdot 5^{mm}$
und die Entfernung des Ausgangspunktes von der Abscisse = $1 \cdot 0^{mm}$
die geforderte Summe wäre demgemäss . . . . = $17 \cdot 5^{mm}$
sie ist aber in Wirklichkeit . . . . = $21 \cdot 5^{mm}$.

Freilich ist die Höhenberechnung nicht ganz exact auszuführen, weil die Ausgangspunkte nicht genau bestimmbar sind, zumal oft, wie auch in diesem Falle der freigelassene Muskel während der vielfachen Zuckungen dauernd etwas gedehnt wird, sodass die Abscissen und demzufolge auch identische Zuckungscurven sich nicht vollkommen decken. Aus diesem Grunde sind auch im vorliegenden durch Fig. 1 wiedergegebenen Muster die zu den vier Curven gehörigen Abscissen nicht gezogen worden, ebenso ist Curve I, deren Verlauf ja aus der Summationscurve I + IIe bis ganz nahe ihrem Ende erkennbar wird, nicht besonders gezeichnet. Auch werden die Curven oft seitlich etwas gegen einander verschoben, wenn die Schreibtafel nicht jedesmal mit genau gleicher Geschwindigkeit an dem aufgeworfenen Schreibhebel vorbeifliegt. Diese Aenderungen der Geschwindigkeit, welche in der zeitmarkirenden Stimmgabelcurve, zumal jenseits des zweiten Contactes, ausgedrückt erscheinen, sind bei der bisherigen Construction des Apparates unvermeidlich, wenn die durch diesen Contact gebildete Hemmung an verschiedene Stellen der Bahn gerückt wird. Alle Fehler, welche durch die besprochenen Mängel der Zeichnung in die Berechnung der Summationshöhen eingeführt werden, sind aber viel zu klein, um die oben bestimmten Differenzen zwischen den gesetzmässigen und den wirklichen Maximalhöhen zu erklären.

Die wenigen in der folgenden Tabelle zusammengestellten Zahlen reichen wohl hin, zu zeigen, in welcher Art die Summation maximaler Zuckungscurven im Stadium der steigenden Energie geschieht.

I. Tabelle

der Höhenwerthe maximaler, von frischen oder wenig ermüdeten Muskeln gezeichneter Zuckungen, die sich im Stadium der steigenden Energie summiren.

Verhältniss der Ausgangshöhe zur Maximalhöhe der einfachen Zuckung.	Verhältniss der gefundenen zur gesetzmässig berechneten Summationshöhe.	Ausgangshöhe. mm	Maximalhöhe einfacher Zuckung. mm	Maximalhöhe der summirten Zuckung. mm	Gesetzmässige Höhe der summirten Zuckung. mm
0·05	1·40	1·0	18·25	27·0	19·25
0·12	1·28	2·0	17·0	24·25	19·0
0·13	1·41	*1·0 (2·0)	7·5 (15·0)	12·0 (24·0)	8·5 (17·0)
0·17	1·39	1·75	10·5	17·0	12·25
0·25	1·00	5·0	20·0	25·0	25·0
0·32	1·04	5·50	17·0	23·5	22·5
0·35	1·06	5·25	15·0	21·5	20·25
0·42	1·11	7·0	16·5	26·0	23·5
0·65	0·98	10·0	15·5	25·0	25·5
0·73	0·89	8·0	11·0	17·0	19·0
0·84	0·83	14·5	17·25	27·5	31·75
0·87	0·75	13·0	15·0	21·0	28·0
0·97	0·93	*7·0 (14·0)	7·25 (14·5)	13·25 (26·5)	14·25 (28·5)
1·00	0·74	17·5	17·5	26·0	35·0

Die ersten beiden Spalten der Tabelle zeigen, wie der zweite Impuls immer mehr an Wirkung einbüsst, in je vorgerückterem Stadium der ersten Zuckung er dieser nachhilft. Die grösste Kraft entfaltet er, wenn er im ersten Sechstel der primären Zuckungscurve eingreift. Dann verläuft also die Zuckung nicht so, „als wäre der in diesem Augenblicke stattfindende Contractionszustand des Muskels sein natürlicher Zustand

* In diesen Fällen ist der Angriffspunkt des Muskels am Schreibhebel bis zum Halbirungspunkte des Hebels vorgerückt, so dass die Hubhöhen nur verdoppelt, nicht wie sonst vervierfacht worden. Die absoluten Werthe sind also erst verdoppelt mit den übrigen vergleichbar.

und die zweite Zuckung allein eingeleitet worden,"[1] sondern es bleibt noch ferner der Antrieb der ersten Zuckung wirksam. Im zweiten und dritten Sechstel des Anstiegs hilft die zweite Zuckung der ersten ziemlich genau dem Helmholtz'schen Gesetze gemäss. Wenn endlich die zweite Zuckungscurve nahezu vom Gipfel der ersten anhebt, so „fällt sie stets etwas kleiner aus als die angeführte Regel fordern würde," da sie sich dem tetanischen Verkürzungsmaximum des Muskels nähert. Die Zuckungscurven, welche in einem kürzeren als dem ersten hier angegebenen Intervalle von $^1/_{143}''$ einander folgen, scheinen ihre Wirkung nicht mehr wesentlich zu summiren. Wir haben nicht genügend Versuche, um die Grenze genau zu bestimmen, wo die Summation beginnt, doch haben uns einige im Intervall von $^1/_{286}''$ folgende Reize gar keine verstärkende Wirkung mehr gezeigt, und die Bemerkung von Helmholtz: „Es wirken zwei maximale Reize nicht stärker als einer, wenn ihre Zwischenzeit so klein ist (kleiner als ungefähr $^1/_{600}$ Secunde), dass beim Anfang der zweiten Zuckung die erste noch keine merkliche Höhe erreicht hat," lässt darauf schliessen, dass Helmholtz auch von Reizen, die in etwas längeren Intervallen einander folgten, nicht beträchtliche Summationen entstehen sah. — Wenn man demnach die Summationscurven, deren für uns wichtigste Werthe die obige Tabelle enthält, in einem System graphisch zusammenstellte, indem man alle über der gleichen Zeitabscisse construirte, so würde der Complex in seinen äusseren Conturen einem langen Bergrücken gleichen, der vom Fusse des kurzen Vorberges sogleich viel steiler als dieser aufsteigt.

Während die Summationen im Stadium der steigenden Energie unter verschiedenen Umständen der Erregbarkeit und der Leistungsfähigkeit des Präparates im Allgemeinen übereinstimmende Verhältnisse zeigen, wird man bei Untersuchung der Zuckungssummationen im Stadium der sinkenden Energie von allerhand merkwürdigen Unbeständigkeiten überrascht, so dass man ohne einen Leitfaden für das Curvengewirr häufig veranlasst wird, an grobe Versuchsfehler zu glauben. Nachdem man von einem guten Präparate Curvenpaare erhalten hat, die eine gewisse Regel der Abnahme der Summenwerthe mit dem Sinken der Ausgangshöhen zeigen, findet man häufig unter gleichen äusseren Versuchsbedingungen ganz abweichende Resultate. Ja, es geschieht, dass von höheren Ausgangspunkten kleinere Zuckungsmaxima erreicht werden, als von niedrigeren; es kann sogar die Maximalhöhe der summirten Zuckung kleiner bleiben, als die Maximalhöhe einfacher Zuckung.

---

[1] Helmholtz, a. a. O.

Nachdem wir aber auf die Einflüsse der Ermüdung aufmerksam geworden waren, erkannten wir von den Gesichtspunkten aus, welche durch die Untersuchungen über die Muskelermüdung eröffnet sind, im scheinbaren Durcheinander den geordneten Plan. Hiervon werden wir im nächsten Capitel handeln.

Jetzt betrachten wir nur diejenigen Summationsverhältnisse, die im Stadium der sinkenden Energie bei frischen Muskelpräparaten Statt haben.

Die untenstehende Tabelle diene zur Orientirung.

II. Tabelle

der Höhenwerthe maximaler, von frischen Muskeln gezeichneter Zuckungen, die sich im Stadium der sinkenden Energie summiren.

Verhältniss der Ausgangshöhe zur Maximalhöhe der einfachen Zuckung.	Verhältniss der gefundenen zur gesetzmässig berechneten Summationshöhe.	Ausgangshöhe. mm	Maximalhöhe einfacher Zuckung. mm	Maximalhöhe der summirten Zuckung. mm	Gesetzmässige Höhe der summirten Zuckung. mm
1·0	0·93	*8·0 (16·0)	8·0 (16·0)	15·0 (30·0)	16·0 (32·0)
1·0	0·87	*6·0 (12·0)	6·0 (12·0)	10·5 (21·0)	12·0 (24·0)
1·0	0·82	14·0	14·0	23·0	28·0
0·88	0·87	15·0	17·0	28·0	32·0
0·75	0·86	6·0	8·0	12·0	14·0
0·71	0·82	15·0	21·0	29·5	36·0
0·69	0·96	11·0	16·0	26·0	27·0
0·62	0·8	10·5	17·0	22·0	27·5
0·47	1·04	8·0	17·0	26·0	25·0
0·41	0·91	7·0	17·0	22·0	24·0
0·35	1·0	7·0	20·0	27·0	27·0
0·31	0·85	5·0	16·0	18·0	21·0
0·31	1·0	5·5	17·5	23·0	23·0
0·3	1·06	6·0	20·0	27·5	26·0
0·25	1·12	5·0	20·0	28·0	25·0
0·24	1·15	4·5	19·0	26·0	23·5
0·23	1·02	3·75	16·0	20·25	19·75
0·22	1·10	3·5	16·0	21·5	19·5

* Halbe Hebellänge.

Verhältniss der Ausgangshöhe zur Maximalhöhe der einfachen Zuckung.	Verhältniss der gefundenen zur gesetzmässig berechneten Summationshöhe.	Ausgangshöhe. mm	Maximalhöhe einfacher Zuckung. mm	Maximalhöhe der summirten Zuckung. mm	Gesetzmässige Höhe der summirten Zuckung. mm
0·22	0·91	3·0	13·5	15·0	16.5
0·14	1·0	1·5	10·5	12·0	12·0
0·12	1·15	2·0	17·0	22·0	19·0
0·05	1·0	1·0	20·0	21·0	21·0
0·0	1·11	0·0	18·0	20·0	18·0
0·0	1·07	0·0	7·0	7·5	7·0
—0·05	1·10	—1·0	20·0	21·0	19·0
—0·06	1·09	—1·0	18·0	18·5	17·0
—0·06	1·11	—1·0	18·0	19·0	17·0
—0·11	1·22	—2·0	18·0	19·5	16·0
—0·11	1·08	—2·0	17·5	17·0	15·5
—0·13	1·15	—2·0	15·0	15·0	13·0

Ein Vergleich dieser Tabelle mit der vorhergehenden lehrt, dass die Summation zweier Zuckungen eines ganz frischen Muskels im Stadium der sinkenden Energie nahezu in derselben Weise erfolgt, wie im Stadium der steigenden Energie, nur mit dem Unterschiede, dass, während die im ersten Aufstieg sich entwickelnde Energie mächtig gefördert wird durch den superponirten Impuls, dagegen der schwache Kraftrest im letzten Zuckungsabfalle wenig mehr die Wirkung der zweiten Contraction unterstützt.

Es ist jedoch zur richtigen Würdigung der Zahlenwerthe zu bemerken, dass als Ausgangshöhe im absteigenden Curventheile das erste Minimum der zweiten Curve angenommen worden ist. Diese Minimalhöhe ist aber merkwürdiger Weise keineswegs immer identisch mit der Höhe des Ortes auf der absinkenden ersten Curve, wo die zweite sich abhebt. Besser als Beschreibung und Zahlenbelege wird eine Abbildung dies Verhalten klar machen.

Der folgende Holzschnitt (Fig. 3) stellt eine facsimilirte Curvengruppe dar, auf welcher drei Doppelzuckungen und die sie componirenden einfachen aufgezeichnet sind.

In der dritten Summationscurve (vom längsten Intervall) ist deutlich erkennbar, wie die zweite Curve sich von der ersten nahe unter dem Wendepunkte dieser ablöst, wo sie in das Stadium der sinkenden Energie

tritt, aber nicht sogleich aufwärts steigt, sondern zuvor noch ein Stück mit verminderter Geschwindigkeit abfällt, sodann sich erhebend, zu beträchtlicher Maximalhöhe gelangt, ziemlich parallel über der gesondert notirten letzten Einzelzuckung. Ohne solche Einsenkung wendet sich die zweite Doppelzuckungscurve ($^8/_{143}''$ Reizintervall) ziemlich genau vom Maximum der ersten ab, plötzlich stark vermehrte Beschleunigung des Hebels anzeigend, schliesslich die Last auf etwas grössere Höhe fördernd, als es die dritte Doppelzuckung vermocht hat. Der im Intervall $^5/_{143}$ Secunden dem ersten Reiz folgende zweite erhält die grösste Geschwindigkeit der ersten Zuckung, ohne Steigerung derselben, längere Zeit gleichmässig als der einfache Reiz dies vermag. Das Maximum dieser summirten Zuckung bleibt wesentlich unter demjenigen der zweiten.

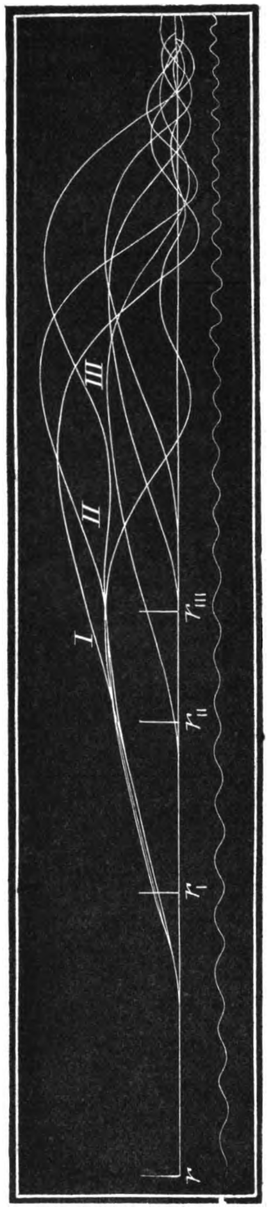


Fig. 3.

Triceps femoris eines Frosches mit 60 Gramm belastet durch drei Paare Oeffnungsinductionsströme gereizt. Das Intervall der ersten beiden Reize durch die Momentmarken bei r und $r_,$ bezeichnet, betragen $^5/_{143}$, das Intervall des zweiten $^8/_{143}''$; das Intervall des dritten $^{1.05}/_{143}''$. — Eine ganze Wellenlänge der untersten Zeitschreiber-Linie entspricht $^1/_{142}$ Secunde.

Besonders interessant aber ist, neben diesen Formwandlungen der Curven, die Veränderung, welche die Dauer der latenten Reizung erfährt, je nach dem Thätigkeitsgrade, in welchem sich der Muskel zur Zeit ihres Ablaufs befindet. Die vom Reize $r_,$ resultirende Doppelcurve I verliess die erste einfache etwa nach der gleichen Latenzzeit, welche verging, bevor die zweite einfache Curve sich von der Abscisse erhob, hingegen löste der Reiz $r_{,,}$ die summirte Zuckung II viel schneller aus, als die entsprechende einfache, und ebenso war die Wirkung von dem mit r combinirten Reiz $r_{,,,}$ im Verlaufe der Curve III schon manifestirt, in einem Zeitpunkte, wo die isolirte Reizung $r_{,,,}$ noch lange latent blieb.

Diese Veränderlichkeit in der Zeitdauer latenter Reizung mit dem Wechsel der Arbeitsphasen, in welchen der Muskel begriffen war, als ihn der neue Reiz traf, war am Einfachsten zu erklären durch die Annahme, dass der ein bestimmtes Gewicht hebende Muskel in den verschiedenen Stadien seiner Zuckung verschieden belastet ist, je nachdem die Bewegung der trägen Masse kleiner oder grösser ist als seine eigene Contractionsgeschwindigkeit. Daher ist im Anfange der Zuckung der Widerstand, welchen das (zu dieser Zeit noch ruhende) Gewicht dem plötzlichen Bewegungsantrieb bietet, am grössten, daher die zur Ueberwindung jenes Widerstandes nöthige „Spannungshöhe" maximal. Wenn die Widerstände der zu bewegenden Last im Verhältniss zur Muskelenergie so gross sind, dass die für die Bewegungsantriebe aufgewendeten lebendigen Kräfte sich ganz in Spannungen des elastischen Muskelgebildes umsetzen, dann kann es kommen, dass der Muskel sich gar nicht verkürzt, sondern durch die erlittene Spannung, zufolge seiner unvollkommenen Elasticität, bald nach Beendigung seiner Zuckungen durch die ruhende Last etwas verlängert bleibt. Da man nun die Entwickelung der Zuckungsenergie nicht als instantan ansehen darf[1], so kann es kommen, dass erst nach einer vorgängigen Verlängerung, die der Muskel durch den ersten Ruck erfahren hat, die Contraction, vermöge des nunmehr noch übrigen Antriebes, in bewegende Wirksamkeit tritt. In der That haben wir bei einigen vorläufigen Versuchen vor dem Erheben der Zuckungscurve über die Abscisse ein geringes Sinken des Zeichenstiftes unter die Abscisse beobachtet, ähnlich wie es neuerdings Gad[2] am ruhenden Ende des partiell contrahirten Muskel beschrieben und aus Dehnungen des ruhenden Theiles erklärt hat. Sobald die Masse in Bewegung gerathen ist, nehmen die Widerstände gegen die Muskelcontraction ab und verschwinden, sobald die Contraction langsamer wird als die Bewegung des geworfenen Gewichts. Es wird also der mit träger Masse belastet zuckende Muskel in den Zeitmomenten, in welchen seine Energie schnell abnimmt, völlig oder theilweise entlastet werden. Umgekehrt kann es geschehen, dass das von der Wurfhöhe herabfallende Gewicht durch die erlangte lebendige Kraft, dem in neuer Zuckung ihm entgegeneilenden sich verkürzenden Muskel einen Widerstand entgegensetzt, der grösser ist als jener, welchen das ruhende Gewicht auf den vom Ruhezustand an zuckenden Muskel ausübt. So können also die Spannungshöhen, welche sich während verschiedener Phasen im doppelt zuckenden Muskel

---

[1] Helmholtz, *Dieses Archiv.* 1850. S. 283.

[2] Ueber das Latenzstadium des Muskelelementes und des Gesammtmuskels. *Dieses Archiv.* 1879. S. 255.

entwickeln sehr wechselnde Werthe annehmen. Einige besondere Versuche haben uns nun gezeigt, dass die Dauer der latenten Reizung auch beim „belasteten" Muskel (Gastroknemius und Triceps femoris vom Frosche) mit der Last wächst, wenn auch natürlich lange nicht so bedeutend, wie es Helmholtz bei dem „überlasteten" nachgewiesen hat.[1]

Es lag jetzt nahe, diese von der Trägheit der bewegten Massen herrührenden während des Zuckungsverlaufes veränderlichen Arbeits- und Spannungsverhältnisse dadurch auszuschliessen, dass man den Muskel, wie Marey, Place, Klünder, Gad u. A. oft gethan haben, Metallfedern ziehen liess, anstatt ihm Gewichte anzuhängen.

Unter der Annahme, „dass die Spannungsänderung der Feder in jedem Zeitmoment gleich derjenigen des mit derselben verbundenen Muskels ist"[2], können wir die Widerstände, gegen welche der Muskel sich verkürzt, als ziemlich constant ansehen, wenn wir dafür sorgen, dass die Spannung der widerstehenden Feder für den Umfang einer Zuckung sich nicht wesentlich ändert.

Vergleichende Zuckungsreihen, welche wir den Triceps femoris mit Gewichten oder mit gleich stark spannender Feder haben ausführen lassen, zeigten, dass die vom Myographionhebel gezeichneten Zuckungscurven höher waren, wenn ein Gewicht, als wenn eine entsprechende Federspannung zu überwinden war.

Die weiter unten stehenden Figuren (4a und b) geben ein charakteristisches Bild von den Unterschieden der beiden Arten von Zuckungscurven, welche sich etwa folgendermassen formuliren lassen:

1. Die Curve des Federmuskels steigt anfänglich (etwa $^3/_{143}$ bis $^4/_{143}$ Sec. lang) steiler auf, als diejenige des Gewichtsmuskels.

2. Die Gewichtscurve erreicht die Federcurve und übertrifft sie, so dass die Maximalhöhe der ersteren häufig beträchtlich höher ist, als die der letzteren.

3. Die Federcurve fällt steiler ab, als die Gewichtscurve, welche oft erst $^2/_{143}$ bis $^3/_{143}$ Sec. später die Abscisse erreicht.

4. Die Federcurve enthält wellige Erhebungen, welche von den elastischen Schwankungen der gezerrten Feder herrühren.

5. Summationscurven, von Muskeln ausgeführt, die gegen Federwiderstände arbeiten, unterscheiden sich nicht nur in den beschriebenen Sonderheiten, die jede Curve für sich aufweist, sondern auch dadurch, dass das Stadium der latenten Reizung für die zweite Zuckung bei dem

---

[1] *Dieses Archiv.* 1850. S. 302 ff.

[2] Gad hat a. a. O. die Bedingungen entwickelt und realisirt, unter denen das kürzeste Latenzstadium des Gesammtmuskels zum Vorschein kommt.

Gewichtsmuskel wesentlich grösser ist, als bei dem Federmuskel. Der Unterschied ist um so bedeutender, je tiefer die Ausgangshöhe für die zweite Zuckung gelegen ist.

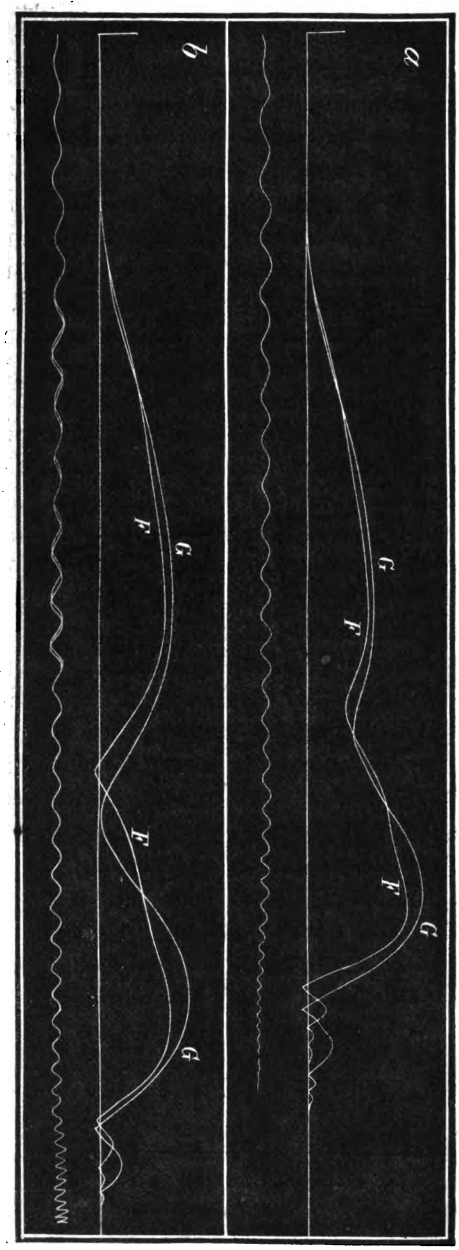


Fig. 4.

Fig. 4a u. 4b. Zwei Paar Summationscurven. Die eine Curve zeichnet der Muskel mit 60 Gramm belastet (Curve *G*) die anderen, während der Muskel durch eine Spiralfeder von 60 Gramm Spannung gedehnt wurde (Curve *F*).

Der Muskel ist „belastet", doch durch nahe gerückte Unterstützung vor Ueberdehnung bewahrt.

Eine Wellenlänge entspricht $^{1}/_{143}$".

Fig. 4a. Reizintervall $^{10}/_{143}$".

Fig. 4b. Reizintervall $^{12}/_{143}$".

Die vorstehende Abbildung (Fig. 4*a* u. *b*) illustrirt wohl ohne weitere Beschreibung die eben genannten charakteristischen Unterschiede.

Ganz frei von träger Masse ist aber auch der gegen Federwiderstand zuckende Muskel nicht; denn immer ist noch der (am Angriffspunkte der Muskel durch 10 grm äquilibrirbare) Zeichenhebel mit dem Systeme verbunden.

Da nun bei den meisten Myographionversuchen die Schreibhebel einerseits mit dem Muskel, andererseits mit dem Gewichte locker verbunden sind, so erschien es wünschenswerth, nachzuforschen, in wieweit die vom Schreibhebel gezeichneten Curven die Bewegung des unteren Muskelendes oder die Bewegung des gehobenen Gewichtes wiedergeben.

Um die etwaigen Differenzen experimentell festzustellen, wurde eine Anordnung construirt, welche drei vertical unter einander schreibende Hebel verbunden enthielt.

Die nebenstehende Figur 5 giebt das Facsimile der durch eine Zuckung mit den 3 Hebeln gewonnenen Curven.

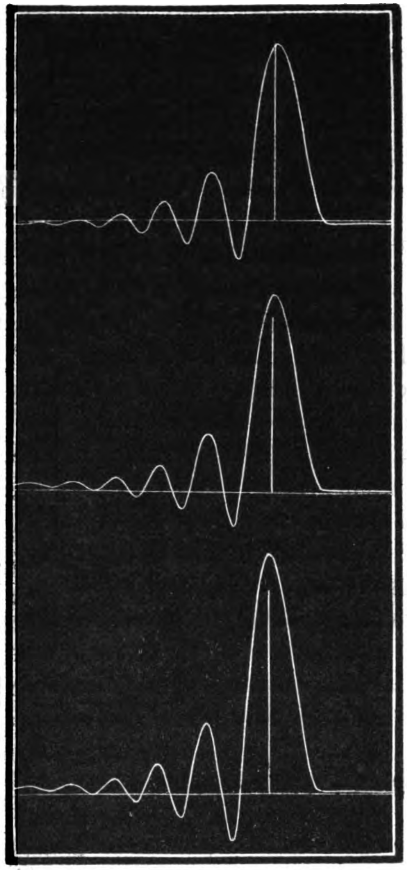


Fig. 5.

Der Triceps femoris vom Frosche zeichnet mit drei Schreibhebeln eine Zuckung auf. Obere Curve vom Hebel mit der Sehne fest vereinigt. Mittlere Curve vom Schreibhebel, der durch biegsame Fäden mit Muskel und Gewichtshebel verbunden. Untere Curve vom Hebel, der mit dem Gewicht fest verbunden. Die senkrechten Linien bezeichnen die Länge der Tangenten der drei bis zum voraussichtlichen Maximum der gezeichneten Muskelzuckung langsam gehobenen Hebel. Rotationsgeschwindigkeit des Cylindermantels 77 mm in 1″.

Der oberste Hebel war an die Muskelsehne gehakt, der mittlere war mit dem ersten sowie mit dem unteren durch einen biegsamen Faden verknüpft; aber mit dem untersten war das belastende Gewicht starr verbunden. Im Stadium der steigenden Energie erfuhr das gesammte System eine beschleunigte Hebung. Sobald aber die Contractionsgeschwindigkeit des Muskels sich minderte, flogen die frei beweglichen Theile den Fallgesetzen entsprechend weiter. Der mit dem Muskel

fest verbundene Hebel wurde durch die unvollkommene Biegsamkeit des Muskels, oder im Falle eines genau axial gerichteten Druckes durch die geringe Compressibilität gehemmt. Der mittelste, zusammen mit dem untersten aufwärts geworfen, fand nur durch die Reibungswiderstände an der Schreibfläche und an der Drehaxe Verzögerungen, welche ihn, bevor er den Scheitel seiner Wurfparabel erreicht hatte, zur Umkehr brachten. Der unterste (dritte) Hebel ging höher als der zweite, weil die gleichen Reibungswiderstände die grössere Masse (Hebel mit Gewicht) verbunden weniger zu hemmen im Stande waren. In der That sind die Curven, welche die drei Hebel zeichnen, nach der Maximalhöhe abgestuft, derart verschieden, dass die Curve des Gewichtshebels am höchsten, die des Muskelhebels am niedrigsten, zwischen beiden die des mittleren Schreibhebels ist. Die Dauer der Zuckung ist von allen drei gleich lang angegeben. Dies zeigt, dass nicht nur, wie selbstverständlich, die durch gespannte Fäden verbundenen Hebel gleichzeitig gehoben werden, sondern dass auch der Muskel so langsam erschlafft, dass die anfänglich freifallenden Hebel ihn noch erreichen, bevor er seine natürliche Länge (welche ihm mit der Lastung des obersten fest verbundenen Hebels zukommt) wieder gewonnen hat. Von da ab erfolgt die Dehnung (durch den Hebel und das Gewicht) in derselben Weise, wie wenn sie ihm im Ruhezustande angehängt worden wären. Ferner ist sowohl die Zeit vom Anfangspunkte der Contraction an bis zur Maximalhöhe in allen drei Fällen gleich, als auch der zweite Theil, welcher die Zeit vom Maximum bis zum Erreichen der Ruhelänge umfasst. Hieraus ist zu schliessen, dass nach dem ersten gemeinsamen Antriebe der Muskelhebel sowie der mittlere Schreibhebel verzögert werden derart, dass der relativ frei fliegende Gewichtshebel zur gleichen Zeit die grössere Höhe erreicht. Ebenso fällt bei der Erschlaffung des Muskels der mit diesem starr verbundene Hebel nicht schneller, als der Fallgleichung entspricht, selbst wenn die Muskelmasse in kürzerer Zeit erschlafft war, weil der Muskel biegsam ist. Schliesslich folgen der mittlere und der untere Hebel der Bewegung des oberen so genau, dass alle drei Curven gleichzeitig in die Abscisse sinken, obwohl sie von verschiedener Höhe gefallen sind.

Zu den in diesem Capitel kurz besprochenen mechanischen Complicationen, die sich bei Zeichnung der Summationscurven geltend machen, ist noch die Begünstigung zu rechnen, welche elastische Schwankungen des Muskels am Ende der ersten Zuckungscurve unter passenden Bedingungen dem mechanischen Effecte der zweiten bringen können. Aus diesem Grunde erhalten manche Maximalhöhen, die aus Summationen ganz am Ende des Stadiums der sinkenden Energie entstanden sind merkwürdig hohe Werthe, besonders dann, wenn sie von Stellen der

ersten Curve anheben, die unter der Abscisse liegen, also im Momente grösster elastischer Spannung.

II. Von der Ermüdung, welche bei den Zuckungssummationen eine Höhendifferenz zwischen der ersten und zweiten Zuckung bedingt.

Wir haben schon oben erwähnt, dass erst Ordnung in das scheinbare Gewirr der Vorgänge bei den Doppelzuckungen kam, als die Einflüsse der Ermüdung, wie sich dieselben zumal bei den Summationen im Stadium der sinkenden Energie geltend machten, erkannt worden waren.

Um eine klare Vorstellung von den tief eingreifenden Aenderungen zu geben, welche die Ermüdung in den Summationsvorgängen bewirkt, mögen folgende zwei Figuren (S. 24) Platz finden. Die erste (Figur 6) giebt ein System summirter Zuckungscurven wieder, welches ein frischer Muskel gezeichnet hat, die zweite (Figur 7) ein auf analoge Weise vom ermüdeten Muskel gewonnenes System.

Die Figur 6 erscheint als ganz gesetzmässiger Complex; nur dass wegen der grossen Belastung die Summation im Stadium der steigenden Energie nicht so schnell wächst wie in anderen Fällen. Die Figur 7 dagegen bietet ganz auffallende Unregelmässigkeiten dar. Am merkwürdigsten erscheint die schon oben hervorgehobene Thatsache, dass von höheren Orten des abfallenden Theils der ersten Zuckungscurven ausgehende zweite Curven niedere Summationswerthe geben als tiefer aufgesetzte.

Die untenstehende Tabelle III enthält eine Zusammenstellung der das Stadium der sinkenden Energie betreffenden Summationswerthe von Zuckungen, welche verschiedene ermüdete Muskeln gezeichnet haben.

Man ersieht daraus, dass im Allgemeinen die vom Höhepunkte der ersten Curve ausgehenden addirten Curven nur wenig höhere Werthe erreichen als die Normalhöhe einfacher Zuckung beträgt, dass etwas unter dem Gipfel abgehende zweite Curven nicht einmal den Werth einfacher Zuckungen erlangen, während in späteren Stadien der sinkenden Energie summirte Zuckungen meist etwas höhere Maxima haben; und dass am Ende abgehenden Curven die gesetzmässige Höhe erreichen, oder unter günstigen Bedingungen wohl auch etwas überschreiten.

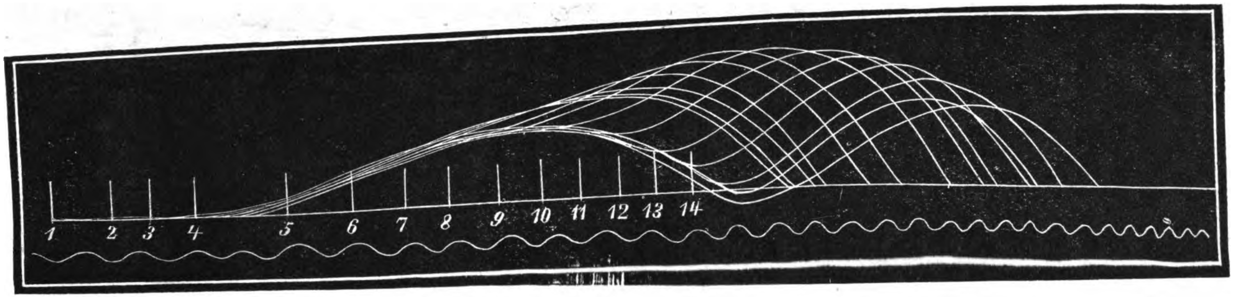


Fig. 6.

Triceps femoris vom Frosche zeichnet ganz unermüdet mit 60 Gramm belastet ein System von 14 Doppelzuckungscurven, in wachsenden Reizintervallen. Die senkrechten numerirten Striche markiren die 14 Reizmomente.
Die Stimmgabelcurve markirt $^1/_{143}''$ als ganze Schwingungsmomente.

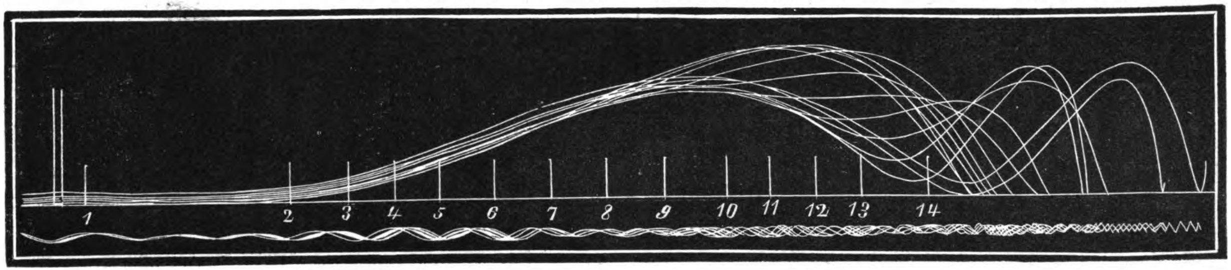


Fig. 7.

Triceps femoris vom Frosche zeichnet mit 30 Gramm belastet nach längerer Arbeit ein System von 14 Doppelzuckungscurven in wachsenden Reizintervallen. Die senkrechten numerirten Striche markiren die 14 Reizmomente. Die letzten (zuerst gezeichneten Curven) sind bei etwas grösserer Geschwindigkeit der Myographionplatte geschrieben, als die übrigen, daher die Stimmgabelcurven, welche $^1/_{143}''$ markiren in einander verschoben erscheinen.

III. Tabelle

der Höhenwerthe maximaler, von ermüdeten Muskeln gezeichneter Zuckungen, die sich im Stadium der sinkenden Energie summiren.

Verhältniss der Ausgangshöhe zur Maximalhöhe der einfachen Zuckung.	Verhältniss der gefundenen zur gesetzmässig berechneten Summationshöhe.	Ausgangshöhe mm	Maximalhöhe einfacher Zuckung mm	Maximalhöhe der summirten Zuckung mm	Gesetzmässige Höhe der summirten Zuckung mm
1·0	0·55	5·0	5·0	5·5	10·0
1·0	0·58	17·0	17·0	20·0	34·0
1·0	0·53	14·0	14·0	15·0	28·0
1·0	0·53	14·0	14·0	15·0	28·0
1·0	0·56	16·0	16·0	18·0	32·0
0·86	0·38	12·0	14·0	10·0	26·0
0·81	0·45	6·5	8·0	6·5	14·5
0·81	0·37	9·0	11·0	7·5	20·0
0·79	0·49	11·5	14·5	12·75	26·0
0·78	0·31	7·0	9·0	5·0	16·0
0·76	0·61	11·0	14·5	15·5	25·5
0·73	0·46	11·0	15·0	12·0	26·0
0·58	0·52	9·0	15·0	13·0	24·0
0·57	0·68	8·5	15·0	16·0	23·5
0·55	0·77	8·0	14·5	17·25	22·5
0·45	0·76	7·0	15·5	17·0	22·5
0·44	0·72	7·0	16·0	16·75	23·0
0·38	0·56	4·2	11·0	8·5	15·2
0·35	0·71	5·5	15·5	15·0	21·0
0·3	0·68	3·3	11·0	9·74	14·3
0·21	0·99	3·0	14·5	17·25	17·5
0·17	1·03	2·5	14·5	17·5	17·0
0·09	0·95	1·0	11·0	11·5	12·0
0·0	1·0	0·0	14·5	14·5	14·5

Einige Verhältnisswerthe, welche von den benachbarten, analogen Stadien angehörigen, erheblich abweichen, werden nicht auffallend erscheinen, wenn man bedenkt, dass die Reihen verschiedenen Muskeln zugehören, die sich gewiss in ganz verschiedenen Ermüdungsstadien befanden.

Die Deutung dieser Resultate wird einfach, wenn wir uns die für die Muskelermüdung geltenden Gesetze in's Gedächtniss zurückrufen[1].

1. „Die Differenz der (arithmetischen) Ermüdungsreihe nimmt ab, wenn die Reizintervalle wachsen."

2. „Es arbeitet der Muskel, so oft er auch seinen Zuckungsrhythmus hat wechseln, müssen in jedem Ermüdungsstadium, bei beliebigem Reizintervalle in derselben Weise weiter, als wenn er alle bis dahin ausgeführten Contractionen vom Anfange an in dem gegenwärtigen Intervalle gemacht hätte. Die Höhen gleicher Intervalle, mit einander verbunden, ergeben Ermüdungscurven, welche von einem gemeinsamen Anfangspunkte im Allgemeinen geradlinig und divergent zur Abscisse abfallen, indem die Ermüdungslinie kleinster Intervalle den steilsten Verlauf nimmt."

„Ein frischer Muskel zeigt daher kaum merkliche Differenzen seiner Zuckungshöhen bei verschiedenen Zuckungsintervallen, weil die Ermüdungslinien gegen den Anfangspunkt hin convergiren."

„Am Schlusse einer Arbeitsreihe wachsen die Zuckungshöhen mit den Ruhezeiten beträchtlich."

Bei den Berechnungen der Summationshöhen sind immer die Höhen der beiden componirenden Zuckungen als gleich vorausgesetzt worden. Natürlich ist auch bei unseren Versuchen stets darauf geachtet worden, dass die Probezuckungen, welche vom ersten und zweiten Reizcontacte ausgelöst wurden, gleich hoch seien. Aber die Probezuckungen folgten einander in längeren Zwischenzeiten, während sie bei den Summationsversuchen nur Intervalle von einigen Hunderttheilen einer Secunde zwischen sich hatten.

Aus den angeführten Sätzen ergiebt sich, dass zwei schnell folgende Maximalreize, welche die summirte Verkürzung zusammensetzen, von dem frischen Muskel annähernd gleich hohe Einzelzuckungen auslösen, während der ermüdete Muskel sich nach der kurzen Ruhepause, die wir ihm während

[1] H. Kronecker, Ueber die Ermüdung und Erholung der Muskeln. *Arbeiten aus der physiologischen Anstalt zu Leipzig.* 1871. S. 208, 209, 218.

eines Theils seiner ersten Zuckung gegönnt, nur sehr mangelhaft erholt.

Es wird also beim ermüdeten Muskel die zweite componirende Zuckung um so kleiner ausfallen, je schneller sie der ersten folgt, also in je früherem Stadium der ersten Zuckung sie sich zu dieser addirt. Die Beobachtung, welche durch Fig. 7 illustrirt wird: dass an höherem Orte im Abfalle der ersten Curve aufgesetzte addirte Zuckungen nicht nur relativ, sondern auch absolut niedriger sind, als von tieferen Stellen der ersten Curve sich erhebende, lässt darauf schliessen, dass die Ermüdung mit wachsender Reizfrequenz sehr schnell zunimmt. Auch die beträchtlich grösseren Höhen, welche die Zuckungen erreichen, die sich nahe dem Ende der ersten Curve summiren, werden aus den Ermüdungsgesetzen erklärlich.

„Die Verbindungslinie der Höhenendpunkte eines mit unveränderten Gewichte belasteten, in gleichen Zeitintervallen sich contrahirenden Muskels verläuft geradlinig, bis die Werthe der Höhen kleiner geworden sind, als die Werthe der Dehnung eines einfachen Muskels durch dasselbe Gewicht. Von diesem Punkte ab wird die Verbindungslinie nahezu eine Hyperbel, deren eine Asymptote die Dehnungslinie des ruhenden Muskels ist.“[1] Dieser Ermüdungsverlauf ist[2] durch die bewiesene Annahme erklärt worden, dass die Elasticität des arbeitenden Muskels nicht an dessen Ermüdung betheiligt ist, dass also die Hülfe, welche die elastischen Kräfte den contractilen leisten, constant bleibt (abgesehen von Structuränderungen, welche die Elasticität für sich schädigen). Wenn also der primär zuckende Muskel schon in das Dehnungsgebiet gelangt ist, wenn ihn die zweite Zuckung ablenkt, so erleichtern ihm die elastischen Kräfte die Anfangsbewegung der Last.

Auf die nun naheliegende Frage, weshalb bei den noch kleineren Reizintervallen, welche die Summationen im Stadium der steigenden Energie bewirken, doch höhere Maxima zu Stande kommen, findet sich die Antwort in der oben S. 18 gegebenen Darstellung der während des Zuckungsverlaufs wechselnden Belastungsverhältnisse.

Der zweite Impuls des noch im Stadium der steigenden Energie befindlichen Muskels trifft eine schon in Bewegung gesetzte Masse und vermag dieselbe daher weiter zu fördern, als wenn er sie ruhend, oder gar in entgegengesetztem Sinne bewegt (im Stadium sinkender Energie) zu überwinden hätte. Es verhält sich der Muskel, während er seine Doppelzuckung im Stadium der steigenden Energie ausführt, wie ein

[1] H. Kronecker, a. a. O. S. 237.
[2] A. a. O. S. 239.

weniger belasteter und demgemäss höher zuckender Muskel. Dieses Verhalten musste sich auch beim frischen Muskel geltend machen, dessen Zuckungshöhe ja auch mit verminderter Last zunimmt. In der That haben wir oben SS. 13 und 14 darauf aufmerksam gemacht, dass im aufsteigenden Theile summirte Zuckungen oft höhere Werthe geben als die Helmholtz'sche Regel forderte.

Diese qualitativ betrachtende Erklärung der Einflüsse, welche die Ermüdung auf die Summationsvorgänge übt, kann nicht zu einer quantitativen präcisirt werden, weil nach eingeschobenen längeren Ruhepausen erst zwei oder drei höhere Zuckungen erfolgen, bevor die der neuen Reizfrequenz zugehörige Ermüdungsdifferenz ihren constanten Werth erlangt hat.[1] Es bleibt also ein über ein paar Zuckungen nachwirkender Erholungsrest, welcher in unseren Summationsversuchen, wo nur zwei benachbarte Zuckungen verglichen werden, störend zur Geltung kommt.

Es wäre nun wünschenswerth, mit Hülfe von Versuchen an Muskeln, die gegen Federwiderstände arbeiten, die eben gemachten Erörterungen zu beweisen. Da der Eine von uns aber wegen seiner unaufschiebbaren Abreise die Arbeit hat abschliessen wollen, so muss diese experimentelle Probe einer späteren Untersuchung vorbehalten bleiben.

III. Von der Aenderung der Erregbarkeit, welcher ein submaximal gereizter Muskel für kurze Zeit nach erhaltenem Reize unterliegt.

Wundt[2] hat diesen Gegenstand schon vor mehreren Jahren einer genauen experimentellen Prüfung unterzogen, aber nicht um die mechanischen Verhältnisse der Muskelzuckung zu studiren, sondern um die Modificationen der Erregbarkeit von Nerven während und kurz nach Ablauf einer minimalen, submaximalen oder maximalen Zuckung zu bestimmen. Uns interessiren für die vorliegende Untersuchung folgende Sätze über den Verlauf der Erregung bei sehr kurz dauernden Stromstössen (wie die von uns angewendeten Oeffnungsinductionsströme sind):

1. bei der Prüfung mit Minimalreizen findet man während der Zuckung und nach derselben in der Regel erhöhte Erregbarkeit. Doch

[1] A. a. O. S. 221.

[2] Wundt, *Untersuchungen zur Mechanik der Nerven u. Nervencentren.* I. Abth. 1871. Cap. 4, S. 186 u. 187.

kommen an Nerven hoher Leistungsfähigkeit zuweilen auch hier unmittelbar nach dem Ablauf der Zuckung flüchtige Spuren einer Hemmung zum Vorschein.

2. Das regelmässige Bild, welches der Stromstoss mittlerer Stärke gewährt, besteht, selbst wenn die Schliessungsdauer relativ gross ist, in einem Abklingen der Erregung in der Form gesteigerter Erregbarkeit.

3. Ist die Dauer des starken Stromstosses sehr kurz, so ist wieder gewöhnlich während und nach der Zuckung die Erregbarkeit gesteigert.

4. Insbesondere bei der Anwendung schwacher Stromstösse findet man regelmässig, dass die Hemmungserscheinungen durch die in Folge wiederholter Reizung überhandnehmende Asthenie schwinden.

„Als das regelmässige Verhalten des Nerven nach Einwirkung eines momentanen Reizes wird man immerhin dies zu betrachten haben, dass die Erregung selbst mehr oder weniger nach beendeter Zuckung als gesteigerte Erregbarkeit nachklingt. Jene positive Modification, welche man durch häufige Wiederholung momentaner Reize in geeigneten Pausen erzielt, ist demnach nichts anderes als eine Summationswirkung. Während die vorangegangene Reizung noch abklingt, trifft den Nerven ein neuer Reiz, der, indem er stärker wirkt, auch stärker nachklingt u. s. f. Eine Bedingung, unter der man allein die positive Modification beobachtet, ist darum auch die, dass die Intervalle der Reize hinreichend klein seien, um den Nerven jedesmal noch innerhalb des Stadiums der abklingenden Erregung zu treffen.“[1]

Auch in unseren Versuchen, die mit submaximalen Reizen gewonnen waren, machten sich die in obigen Sätzen enthaltenen Erscheinungen bemerklich. Die übergesetzmässigen Höhenwerthe, welche bei Summationen im Stadium der steigenden Energie sich ergeben, wie aus der folgenden Tabelle IV. (S. 30) ersichtlich ist, gleichen den Ueberschreitungen, wie sie auch bei Anwendung von maximalen Reizen auftreten und im vorigen Abschnitte beschrieben und erläutert worden sind.

Man kann die Erhöhung der Summationsmaxima bei maximal gereizten Muskeln unmöglich durch erhöhte Reizbarkeit erklären, ohne den Begriff der „maximalen Reize“ umzustossen. Der Grad der Erregbarkeit kann doch nur bestimmt werden durch das Verhältniss der Grösse des Reizes zur Grösse des Effects, also würde bei verminderter Erregbarkeit der Effect constant erhalten werden können durch entsprechende Reizvergrösserung. Da nun aber maximale Reize so weit gesteigerte Reize sind, dass eine Verstärkung derselben keine grössere Wirkung auszulösen

[1] Wundt, *Mechanik der Nerven und Nervencentren.* II. Abthl. 1876. S. 66.

IV. Tabelle

der Höhenwerthe submaximaler, von frischen Muskeln gezeichneter Zuckungen, die sich im Stadium der sinkenden Energie summiren.

Verhältniss der Ausgangshöhe zur Maximalhöhe der einfachen Zuckung.	Verhältniss der gefundenen zur gesetzmässig berechneten Summationshöhe	Ausgangshöhe. mm	Maximalhöhe einfacher Zuckung. mm	Maximalhöhe der summirten Zuckung. mm	Gesetzmässige Höhe der summirten Zuckung. mm
0·21	1·60	1·0	4·75	9·5	5·75
0·42	1·40	2·0	4·75	9·5	6·75
0·63	1·16	3·0	4·75	9·0	7·75
0·65	0·74	8·5	13·0	6·0	21·5
0·77	0·76	10·0	13·0	17·5	23·0
0·80	0·72	8·0	10·0	13·0	18·0
0·84	1·02	4·0	4·75	9·0	8·75
0·84	0·91	8·0	9·5	16·0	17·5
0·86	0·85	12·5	14·5	23·0	27·0
0·88	0·75	11·5	13·0	18·0	24·5
0·9	0·73	9·0	10·0	14·0	19·0
0·94	1·18	8·0	8·5	19·5	16·5
0·96	0·92	12·5	13·0	23·5	25·5
0·96	0·92	12·5	13·0	23·5	25·5
1·0	0·81	14·5	14·5	23·5	29·0
1·0	0·75	13·0	13·0	19·5	26·0
1·0	0·94	4·75	4·75	9·0	9·50
1·0	0·84	13·0	13·0	22·0	26·0
1·0	0·97	9·5	9·5	18·5	19·0
1·0	0·94	8·5	8·5	16·5	17·0

vermag, so konnte auch vermehrte Erregbarkeit nicht äusserlich merklich werden, sondern nur etwa dadurch, dass die Grenze, an welcher die Reize maximal werden, herabrückt. — Da nun der Eine von uns früher nachgewiesen hat, dass die Intensität der Reize, welche für den frischen Muskel maximale sind, es auch für den ermüdeten bleiben, so tief auch mit der Leistungsfähigkeit die Zuckungsgrösse sinkt, so kann man in keinem Stadium des Arbeitsverlaufs eine Veränderung der Zuckungshöhen auf Rechnung von Erregbarkeitsänderung setzen. Die Fälle, in denen die Summationshöhen der am Ende des Stadium sinkender Energie super-

ponirten Zuckungen bei maximal gereizten, ganz frischen Muskeln höher als gesetzmässig sind, lassen sich durch das von Fick[1] näher beschriebene Verhalten eines im Anfang seines Tetanus festgehaltenen, dann losgelassenen Muskels erklären. Ein solcher Muskel wirft eine mässige Last viel höher, als wenn er diese sogleich freiheben darf. Es entwickelt sich in ihm grössere Spannung, als dem gehobenen Gewichte entspricht und so wird durch die Elasticitätsentwickelung die Contraction begünstigt.

Bei Anwendung submaximaler Reize erscheinen, wie aus der folgenden Tabelle V ersichtlich, die im Stadium sinkender Energie summirten, überhohen Zuckungen häufiger als bei Application maximaler. Wir sind berechtigt, die übergesetzmässigen Höhen, wie sie hier (und in vielen nicht hier angeführten Fällen) auftraten, zum Theil wohl von erhöhter Reizbarkeit herzuleiten, weil wir häufig gesehen haben, dass die zweite Zuckung höher ward als die erste, obwohl das Reizintervall so gross gemacht war, dass die erste Zuckung gänzlich abgelaufen war, bevor die zweite begann, also gar keine Summation mechanischer Effecte angenommen werden konnte, auch elastische Nachschwingungen nicht mehr merklich waren.

V. Tabelle.

der Höhenwerthe submaximaler, von frischen Muskeln gezeichneter Zuckungen, die sich im Stadium der sinkenden Energie summiren.

Verhältniss der Ausgangshöhe zur Maximalhöhe der einfachen Zuckung.	Verhältniss der gefundenen zur gesetzmässig berechneten Summationshöhe.	Ausgangshöhe. mm	Maximalhöhe einfacher Zuckung. mm	Maximalhöhe der summirten Zuckung. mm	Gesetzmässige Höhe der summirten Zuckung. mm
1·0	0·95	6·0	6.0	11·5	12·0
1·0	0·92	9·5	9·5	17·5	19·0
0·98	0·93	8·25	8·5	15·5	16·75
0·96	0·84	12·5	13·0	21·5	25·5
0·95	0·86	4·5	4·75	8·0	9·25
0·94	0·85	8·0	8·5	14.0	16·5
0·90	0·84	12·75	13·0	21·75	25·75
0·88	0·89	11·5	13·0	22.0	24·5
0·88	0·75	11·5	13·0	18·5	24·5
0·88	0·89	11·5	13·0	22·0	24·5

[1] *Muskelarbeit.* 1867. S. 58.

Verhältniss der Ausgangshöhe zur Maximalhöhe der einfachen Zuckung.	Verhältniss der gefundenen zur gesetzmässig berechneten Summationshöhe.	Ausgangshöhe. mm	Maximalhöhe einfacher Zuckung. mm	Maximalhöhe der summirten Zuckung. mm	Gesetzmässige Höhe der summirten Zuckung. mm
0·85	0·99	8·5	10·0	18·0	18·5
0·83	0·86	5·0	6·0	9·5	11·0
0·77	0·91	10·0	13·0	11·0	23·0
0·74	0·96	7·0	9·5	16·0	16·5
0·73	0·77	9·5	13·0	17·5	22·5
0·69	0·99	9·0	13·0	10·0	22·0
0·65	0·93	8·5	13·0	20·0	21·5
0·63	0·90	3·0	4·75	7·0	7·75
0·60	1·31	6·0	10·0	16·5	16·0
0·50	0·79	6·5	13·0	15·5	19·5
0·42	1·0	5·5	13·0	18·5	18·5
0·40	1·10	4·0	10·0	15·5	14·0
0·38	1·03	5·0	13·0	18·5	18·0
0·37	1·12	3·5	9·5	14·0	13·0
0·34	1·10	5·0	14·5	21·5	19.5
0·33	0·94	2·0	6·0	7·5	8·0
0·31	0·85	4·0	13·0	14·5	17·0
0.19	1·0	2·5	13·0	15·5	15·5
0·15	1·0	2·0	13·0	15·0	15·0
0·12	1·03	1·5	12·5	14·5	14·0
0·11	0·83	1·5	13·0	12·0	14·5
0·0	1·10	0·0	10·0	11·0	10·0
—0·12	1·08	—1·5	13·0	12·5	11·5
—0·16	1·13	—1·5	9.5	9·0	8·0

Die summirende Wirkung der Elasticität erhellt wie bei den maximalen, so auch bei submaximalen Summationszuckungen aus der übergesetzmässigen Grösse der Werthe am Ende der Tabelle, welche sich auf Summationscurven beziehen, die von unterhalb der Abscisse gelegenen Orten ausgehen.

IV. Ueber den Erregungsrest (Contractur), welcher zu den folgenden Contractionen sich addiren kann.

Kühne[1] hat gezeigt, dass auf Quecksilber schwimmende Muskeln nach beendigtem Tetanus nur sehr mangelhaft sich wieder ausdehnen. Schiff und Hermann haben die unvollkommene Wiederverlängerung in niederem Grade an aufgehängten schwachbelasteten Muskeln beobachtet. Diese Vorgänge sind unzweifelhaft als mechanische aufzufassen, ganz ähnlich wie die verlangsamte Erschlaffung beim ermüdeten Muskel, welcher Valentin[2] freilich einen Antheil an der Arbeitsleistung zuweisen wollte.

Wesentlich verschieden von diesem Verkürzungsrückstand ist der in seiner äusseren Erscheinung ähnliche Zustand des Muskels, welchen Tiegel[3] als Contractur bezeichnet und näher untersucht hat, nachdem schon Helmholtz[4] eine hierauf bezügliche Bemerkung gemacht und der Eine von uns die absonderliche Reizbarkeitserscheinung beschrieben hatte[5], welche sich derart äussert, dass während längerer Ruhepausen (bis 10 Sec.) die Muskeln zwischen rhythmisch folgenden einfachen Inductionsreizen zuweilen ziemlich beträchtlich verkürzt bleiben. Dieser Vorgang ist dadurch von einem mit der Ermüdung vergleichbaren wesentlich verschieden, dass er mit der ferneren Function des Muskels nicht zu- sondern abnimmt. Tiegel hat gefunden, dass solche Contractur nur bei directer Muskelreizung auftritt, und dass während dieses Zustandes die Erregbarkeit des Muskels für seinen normalen vitalen Reiz (durch seinen motorischen Nerven) eine minimale geworden ist, während die Contractur selbst (von maximaler Heftigkeit bei Märzfröschen) eben so gross wird, wie die mit ihr zusammen ausgelöste Zuckung. Auch im Blutkreislauf befindliche Muskeln zeigten die Contractur und zwar um so stärker, je intensiver die Reize waren, welche sie trafen. Ferner giebt Tiegel an, dass „die Contractur mit der Zeit und unabhängig von weiteren Reizen abklingt.“ Endlich hat Tiegel nachgewiesen[6], dass die Dehnung des in Contractur befindlichen Muskels bis zu seiner natürlichen Ruhelänge durch viel kleineres Gewicht bewerkstelligt werden konnte, als für gleiche Dehnung des ruhenden Muskels erforderlich war; doch fügt er hinzu,

[1] *Dieses Archiv.* 1859. S. 815.
[2] Valentin, *Physiologische Pathologie der Nerven.* 1864. S. 191.
[3] Pflüger's *Archiv.* 1876. Bd. XIII. S. 71.
[4] *Dieses Archiv.* 1850. S. 280.
[5] *Berichte der Berliner Akademie.* 1870. S. 629.
[6] Tiegel, a. a. O. S. 82.

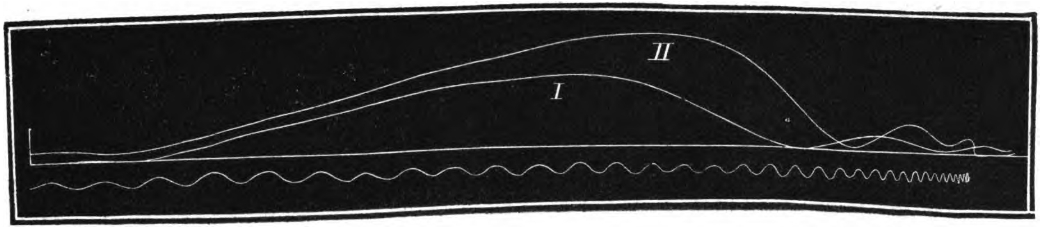


Fig. 8.

Curve 1 einfache Zuckung des Triceps femoris. Curve 2 durch gleichen Reiz ausgelöst, 1 Secunde nachdem 10 Reize im Intervall von $^1/_{100}$″ den Muskel vom Plexus ischiadicus aus tetanisirt hatten.

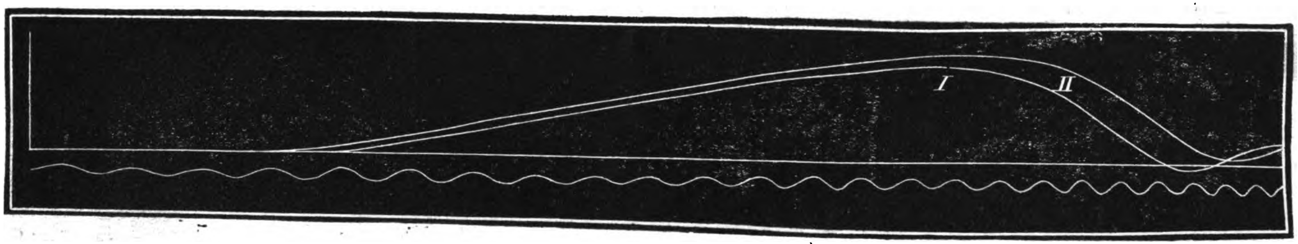


Fig. 9.

Curve 1 einfache Zuckung des Triceps femoris. Curve 2 durch gleichen Reiz ausgelöst, 5 Secunden nachdem 10 Reize im Intervall von $^1/_{100}$″ den Muskel vom Plexus ischiadicus aus tetanisirt hatten.

dass auch kurz dauernde, starke Belastung, welche die Contractur überwindet, den Muskel dauernd zur Ruhelänge bringt, in welcher er verharrt, auch nachdem das Ueberdehnungsgewicht wieder abgenommen ist.

Es ist demzufolge die Contractur nicht mit dem „Verkürzungsrückstand" identisch, welchen Hermann als einen „durch gewisse Abnormitäten, wie starke Ermüdung, Absterben, Ernährungsstörungen und viele Gifte bedingten Uebergangszustand zur Todtenstarre"[1] auffasst.

Einen zwingenden Beweis dafür, dass die Contractur als ein activer Zustand anzusehen ist, konnten wir dadurch führen, dass wir den Muskel im Stadium der Contractur durch einen neuen Reiz treffen liessen.

Wenn die Contractur ein passiver Zustand wäre, so würde ein von derselben befallener Muskel auf neuen Zuckungsreiz etwa so reagiren müssen, wie ein Muskel, dem seine Last so hoch unterstützt wird, dass er sie erst abhebt, wenn er seinem Verkürzungsmaximum nahe ist. Für den Fall aber, dass die Contractur ein activer Vorgang ist, konnte man erwarten, dass ein neuer Reiz, zu der dauernden Erregung addirt, dieselbe vermehren würde.

Die an erregbaren Frühlingsfröschen angestellten Versuche liessen keinen Zweifel darüber, dass der in Contractur befindliche Muskel, auch wenn er vom Nerven aus gereizt war, einen Reiz stärker beantwortet, als ein zuvor ruhender Muskel. Unsere Experimente sind auf zweierlei Weise ausgeführt worden. Die eine Reihe wurde derart angestellt, dass der Muskel zuerst eine maximale Zuckungscurve zeichnen musste, dass er hierauf durch eine Reihe von Inductionsschlägen im Intervall von $^1/_{100}{}''$ tetanisirt wurde und endlich, nach mehreren Secunden Ruhe, eine zweite Maximalzuckung, unter sonst gleichen Umständen wie die erste, zu notiren hatte. Die folgenden 3 Figuren machen das Anfangs-, Mitte- und Endstadium eines nach kurzem Tetanus abklingenden Erregungszustandes deutlich.

In Fig. 8 (S. 34) ist die Curve I kurz vor dem Tetanus, die Curve II eine Secunde nach Beendigung des kurzen Tetanus gezeichnet worden. Die höhere Abscissenlinie, von welcher die Curve II ausgeht, zeigt den Verkürzungsrest vom jüngst vergangenen Tetanus. Es ist ohne Maassangabe ersichtlich, dass die Maximalhöhe der zweiten Curve das Maximum der ersten Curve bedeutend mehr als um das Hebungsstück der Abscisse übertrifft.

Die nebenstehende Figur (Fig. 9) zeigt den Erregungsrest, welcher in diesem Falle 5 Sec. nach der Beendigung eines Tetanus von $^1/_{10}$ Sec. Dauer geblieben war. Noch immer ist die zweite Curve wesentlich höher

[2] Hermann, *Handbuch der Physiologie.* 1879. Bd. I, Theil 1, S. 251.

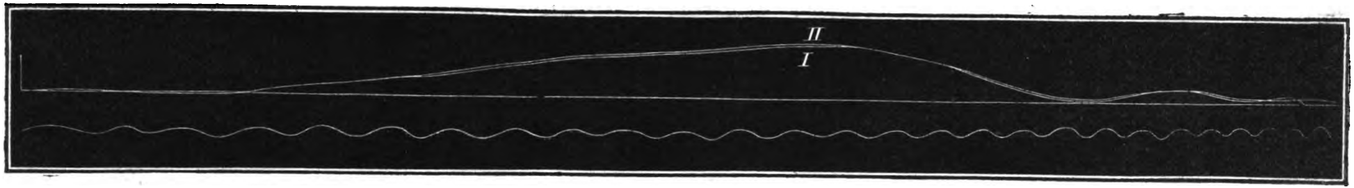


Fig. 10.

Curve 1 einfache Zuckung des Triceps femoris. Curve 2 durch gleichen Reiz ausgelöst, 9 Secunden nachdem 10 Reize im Intervalle von $^1/_{100}$" den Muskel vom plex. ischiadic. aus tetanisirt hatten.

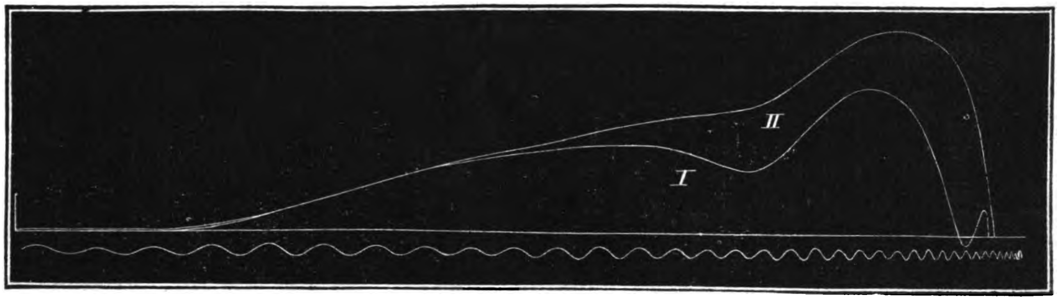


Fig. 11.

Curve 1 einfache Zuckung des Triceps femoris. Curve 2 durch gleichen Reiz ausgelöst, 15 Secunden nachdem 50 Reize im Intervalle von $^1/_{100}$" den Muskel vom plex. ischiad. aus tetanisirt hatten.

als die erste. Auffallend ist hierbei auch die Verkürzung der Dauer der latenten Reizung.

Erst 9 Sec. nach dem Tetanus hat der Muskel seine normale Ruhe annähernd wiedergefunden, wie die nebenstehende Figur 10 lehrt.

Noch deutlicher, als auf den Verlauf einfacher Zuckungen, wirken tetanische Anfälle auf den Verlauf von Doppelzuckungen.

Die Doppelcurve I in Figur 11 ist von einem Triceps femoris gezeichnet worden, welchem 50 Inductionsschläge in $^1/_{100}$ Sec. Intervall zugeführt wurden. Noch 15 Sec. nach Beendigung dieses Tetanusanfalls macht sich die nachwirkende Erregung geltend. Die Doppelcurve hebt von dem Ausläufer der Tetanuscurve an, übertrifft dann weit das Maximum der ersten Doppelcurve.

Diesen Erscheinungen liegen unzweifelhaft Summationserregungen zu Grunde, nicht „Steigerung der Erregbarkeit". Die Contractionen von Muskeln, die unter dem Einflusse früherer Erregungen innervirt worden, sind fundamental verschieden von den Zuckungen, welche ein Muskel höchster Leistungsfähigkeit, vom Nerven höchster Erregbarkeit gereizt, zu liefern vermag.

Solche Summationsvorgänge, die in peripheren Nerven nur in beschränktem Maasse auftreten, sind sehr verbreitet in der Sphäre der nervösen Centralorgane. Der lange Starrkrampf, welchen ein einziger Inductionsschlag an dem mit Strychnin vergifteten Frosche auszulösen vermag, kann nicht durch „gesteigerte Erregbarkeit des Rückenmarks" erklärt werden, ebensowenig kann die vom „periodisch schlagenden" Froschherzen durch e i n e n Reiz auslösbare Reihe von Pulsen diesem ersten Antrieb als allein wirkende Ursache zugeschrieben werden, nicht minder endlich sind die durch Hautreize ausgelösten Athembewegungen Summationseffecte.
